Psammonstudien I.

Das Psammon des Torneträsk in Schwedisch-Lappland

Von Agnes Ruttner-Kolisko
(Biologische Station Lunz und Naturwissenschaftliche Station Abisko)

Mit 4 Textabbildungen und 2 Tafeln

(Vorgelegt in der Sitzung vom 11. Juni 1953)

Einleitung.

Mit der vorliegenden Arbeit kann und soll nicht das Ziel verfolgt werden, die Lebensbedingungen im feuchten Sandstrand eines arktischen Sees erschöpfend darzustellen, sie soll vielmehr nur einen ersten und zweifellos sehr unvollständigen Überblick über einen Biotop geben, der bisher gänzlich unbekannt geblieben ist. Sie gründet sich auf eine kurze Untersuchungszeit von 3 Wochen im September 1952 unter rein herbstlichen Verhältnissen und gestattet schon aus diesem Grund keine für den gesamten Jahresablauf gültigen Schlüsse. Auch wurde sie zum Teil mit unzureichenden und improvisierten Methoden durchgeführt, wie es eben bei einer ersten Untersuchung auf einem neuen Gebiet nicht anders möglich ist.

Es besteht aber die Absicht, nach Überprüfung und Ausarbeitung der Methodik, nach Feststellung verschiedener physikalischer, für Gemische von Sand und Wasser theoretisch gültiger Gesetzmäßigkeiten und nach Ausarbeitung eines chemischen Arbeitsganges, der für die Verhältnisse im Sand brauchbar ist, die Untersuchungen während einer längeren Zeit im arktischen Sommer fortzusetzen. Die Möglichkeit dazu gibt mir, ebenso wie zu der bisherigen Arbeit, die außerordentlich großzügige Zuerkennung des Ohio-State-Fellowship 1952/53 der International Federation of University Women, für die ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aussprechen möchte!

Trotz der Lückenhaftigkeit der vorliegenden Beobachtungen haben sich aber schon jetzt einige auffallende Tatsachen gezeigt,

durch die sich die Lebensbedingungen im Psammon eines extrem oligotrophen arktischen Sees von dem bisher bekannten Psammonmilieu gemäßigter Gebiete und vorwiegend eutropher Seen wesentlich unterscheiden; auch läßt sich, wie mir scheint, gerade unter diesen extremen Verhältnissen der Einfluß einzelner sehr maßgebender Faktoren klarer aufzeigen, als unter den zwar üppigeren, aber auch komplexeren Bedingungen an einem eutrophen See in gemäßigtem Klima. Aus diesen Gründen scheint es mir berechtigt, die Ergebnisse meiner bisherigen Beobachtungen trotz ihrer Unvollständigkeit bekanntzugeben.

Die Entdeckung, daß der feuchte Sand, der bis dahin als lebensfeindlich galt, reich mit Mikroorganismen besiedelt ist, verdanken wir russischen Forschern (Sassuchin, Neiswestnova 1927, 1931), von denen der Begriff „Psammon" in die Wissenschaft eingeführt wurde. Seitdem haben sich vor allem in Polen Wiszniewski (1932—1938) und in USA. Myers (1936) um die Erforschung der Rotatorienfauna des durchfeuchteten Sandes verdient gemacht. Eine Ausweitung auf andere Tiergruppen und vor allem auf eine allgemeinere ökologische Fragestellung erfuhr die Psammonforschung durch die schönen Arbeiten von Pennak (1939—1950) und Neel (1948). Auch die Fauna mariner Sandstrände wurde von Pennak und wird in letzter Zeit von Remane und seiner Schule untersucht.

Auf die allgemeinen Ergebnisse dieser Arbeiten soll hier nicht näher eingegangen werden, um so mehr, als in den Publikationen von Neel und Pennak sehr schöne Zusammenfassungen vorliegen. Auf verschiedene Einzelheiten wird anläßlich der Besprechung der eigenen Untersuchungen verwiesen werden. Alle diese Arbeiten behandeln das Psammon gemäßigter Gebiete. In Europa wurden sie zumeist an eutrophen Seen durchgeführt, während in den USA. auch einige oligotrophe Sandstrande untersucht sind. Einen einzigen Hinweis auf die Verhältnisse an einen alpinen See liefert eine kleine Studie Wiszniewskis über die Psammonrotatorien einiger Seen der Hohen Tatra, die zum Vergleich mit den in Lappland angetroffenen Rotatorien wichtig ist. Über Psammonbiotope der Tropen und der Arktis ist bisher nichts bekannt.

Für Untersuchungen im arktischen Gebiet ist die Umgebung der naturwissenschaftlichen Station Abisko am Torneträsk in Schwedisch-Lappland besonders geeignet. Es finden sich hier in unmittelbarer Nähe der Station eine ganze Anzahl schöner Sandstrandstellen, die bezüglich der physikalischen und chemischen Milieufaktoren große Verschiedenheiten aufweisen und so gute

Vergleichsmöglichkeiten für die Wirkung dieser einzelnen Faktoren bieten.

Methodik.

1. Es wurden nur Oberflächenproben aus den obersten 2 cm Sand entnommen, die ja, soviel bisher bekannt ist, die Hauptmenge der Psammonorganismen enthalten. Vertikalserien wurden nicht durchgeführt. Bei jeder Serie wurde je eine Probe aus dem Hydro-, Hygro- und Eupsammon untersucht (Definition der Psammonzonen siehe Wiszniewski 1934). Im Eupsammon wurden die Proben gerade so weit von der Wasserlinie entfernt entnommen, als der Sand auch an der Oberfläche eben noch durchfeuchtet war.

2. Der Wassergehalt wurde aus der Differenz von Feucht- und Trockengewicht von 10 cm^3 Sandprobe errechnet, wobei darauf geachtet wurde, daß vor allem im Hydro- und Hygropsammon bei der Entnahme kein freies Uferwasser mit in die Probe gelangte. Diese Methode liefert keine unter allen Umständen brauchbaren Werte, da die Packung des Sandes in den einzelnen Fällen verschieden dicht ist und somit die Volumina der Proben nicht unmittelbar vergleichbar sind. Es kommt häufig vor, daß eine scheinbar einheitliche Sandprobe sich bereits während des Transports ins Labor teilweise entmischt, so daß Wasser über dem Sand steht; der ursprüngliche Zustand muß dann durch Schütteln wieder hergestellt werden. Alle Proben waren wassergesättigt, d. h. nach 2 Minuten langem Stoßen stand stets Wasser über der Probe. Eine physikalisch exakte Bestimmung des Wassergehaltes unter Berücksichtigung von Sättigungsziffer und scheinbarer Porigkeit (siehe Bendel 1944) muß erst ausgearbeitet werden. Für eine orientierende Übersicht mag jedoch die angewandte Methode genügen. Von einer Bestimmung des Luftporenvolumens wurde abgesehen, weil hiefür die exakte Wassergehaltsbestimmung unter Berücksichtigung der theoretisch möglichen und der tatsächlichen Sättigung Voraussetzung ist.

3. Die Korngröße wurde durch Aussieben des getrockneten Sandes in 4 Größenkategorien (über 1 mm, von 1—0.5 mm, von 0.5—0.25 mm und unter 0.25 mm) und Angabe der Menge innerhalb jeder Kategorie in Gewichtsprozenten der Gesamtprobe bestimmt. Aus diesen Zahlen wurde die mittlere Korngröße nach Bruce (1928) errechnet (kleinster Durchmesser innerhalb einer Kategorie $\times$ Gewichtsprozent dividiert durch 100).

4. Die Temperaturmessungen wurden mit einem in 0,1° geteilten Thermometer durchgeführt; es wurden jeweils die Luft-

temperatur, die Oberflächentemperatur des angrenzenden Wassers und die Sandtemperatur in 1 cm Tiefe festgestellt.

5. Chemische Untersuchungen mußten mangels einer geeigneten Ausrüstung unterbleiben; auf ihre Durchführung muß bei einer nächsten Untersuchung besonderes Gewicht gelegt werden

6. Die Bestimmung und Zählung der Organismen wurde in folgender Weise vorgenommen: nachdem die für die Korngrößen- und Wassergehaltsbestimmung notwendige Menge von 10 cm^3 Sand abgetrennt war, wurde der restliche Teil der Probe zunächst gut durchgeschüttelt und dann so lange gestoßen, bis reichlich Porenwasser überstand. Von diesem überstehenden Wasser wurde 1 cm^3 abgesaugt und unter dem Binokular auf größere Organismen durchsucht. Ein Tropfen (0,033 cm^3) wurde auf dem Objektträger auf Mikroorganismen durchgezählt. Die erhaltenen Zahlen wurden entsprechend dem Wassergehalt der Probe auf 1 cm^3 Sand umgerechnet, um mit den Angaben von Pennak, Neel und Wiszniewski, die ihre Organismenmengen auf Sandvolumen beziehen, vergleichbare Werte zu erhalten.

Alle diese Zählungen von Psammonorganismen sind mit einem großen Fehler behaftet und haben nur einen größenordnungsmäßigen Wert. Dieser Fehler ist in erster Linie bedingt durch die im Verhältnis zu den Organismen sehr große Detritusmenge, die die Zählung außerordentlich erschwert. Die von Pennak angewendete Methode des mehrmaligen Auswaschens einer bestimmten Sandmenge hat den Nachteil, daß beim nachträglichen Konzentrieren der Probe durch Absitzen und Abgießen ein gewisser Teil der Organismen verlorengehen kann. Bei der von mir versuchten direkten Zählung im überstehenden Wasser muß man dagegen damit rechnen, vielleicht ein etwas verfälschtes Bild von der Organismengemeinschaft zu erhalten, da die einzelnen Formen verschieden fest im Sande haften können. Remane hält für Rotatorien das Auswaschen mit geringen Mengen einer ganz schwachen Formollösung für die günstigste Methode. Die Festlegung des besten Arbeitsganges durch Vergleich der verschiedenen Methoden steht noch aus, vor allem wenn es sich darum handeln soll, eine Zählmethode ausfindig zu machen, die für alle im Sand lebenden Tier- und Pflanzengruppen gleichmäßige Ergebnisse bzw. annähernd gleich große Fehler ergibt. Solche Vergleichszählungen wurden in einigen Fällen versucht. Für meine Untersuchungen war es aber vielleicht zunächst nicht so wichtig, auf größte Genauigkeit der gefundenen Zahlen Wert zu legen, als vielmehr die einmal angewendete Methode in immer gleicher und daher vergleichbarer Weise durchzuführen. Die gefundenen Organismen konnten bei

dieser vorläufigen Studie im allgemeinen nur nach ihrer Zugehörigkeit zu großen Gruppen verzeichnet werden. Eine genaue Bestimmung war schon deshalb unmöglich, weil an der naturwissenschaftlichen Station Abisko keine spezielle Bestimmungsliteratur zur Verfügung steht. Nur die auffallendsten Leitformen, die in genügender Anzahl vorhanden waren, wurden konserviert und nachträglich bestimmt. In der mir am besten bekannten Gruppe der Rotatorien wurden aber die einzelnen Formen gezeichnet und eine möglichst genaue Spezialdiagnose versucht. Diese Gruppe soll auch ausführlicher behandelt werden.

Untersuchte Biotope.

1. Das Sandufer des Torneträsk selbst, das dem starken Wind und Wellenschlag eines so großen Sees (317 km²) je nach Windrichtung und Uferbildung in verschieden starkem Maße ausgesetzt ist; um Vergleiche zu gewinnen, wurde hier an verschiedenen Stellen untersucht.

2. Das Psammon des Abiskojokk-Deltas (Jokk-Fluß). Der von Süden aus dem Gebirge kommende Fluß schüttet ein weit in den Torneträsk hineinreichendes Delta auf. Die ausgedehnten Flächen feinen Sandes werden teils vom Wasser des Flusses, teils vom See her durchfeuchtet und sind vom Wellenschlag wenig betroffen.

3. Der Sandstrand einer kleinen Lagune, nur wenige Schritte von der naturwissenschaftlichen Station entfernt. Die Lagune war während der Untersuchungszeit ganz vom See abgeschlossen; sie steht nur zur Zeit der Frühjahrshochwässer mit dem Torneträsk in oberirdischer Verbindung; einen ständigen Zufluß erhält sie durch ein kleines Bächlein, in das die Abwässer des Ortes Abisko einmünden. Das Plankton der Lagune zeigt eine ganz andere Zusammensetzung als das des Torneträsk.

Torneträskufer In der Bucht unterhalb der Station wurde am 15. IX. eine orientierende qualitative Probe ohne Messungen und Organismenzählung entnommen. Die Bucht ist gegen NW offen, zeigt gleichmäßig starken Wellenschlag und ist mäßig stark geböscht. Der Sand ist im Hydro- und Hygropsammon ziemlich grob und in ständiger Bewegung, im Eupsammon mittelfein und stark mit angetriebenem Detritus vermengt. Im Hydropsammon wurden keine größeren Organismen und nur wenige Diatomeen und Flagellaten gefunden, im Hygropsammon recht vereinzelt Rotatorien (*Cephalodella pseudocuneata* und *Lepadella*

acuminata), wenige holo- und hypotriche Ciliaten, einzellige Grünalgen und relativ viel Ketten von *Tabellaria fenestrata* var. *geniculata.* Im Eupsammon viel Algen (Hyalotheca, Hydrurus und Aufwuchsdiatomeen auf Detritus) und vereinzelt Ciliaten. Weiter vom Ufer entfernt, im feinen, oberflächlich trockenen Sand fanden sich einzelne Ciliaten, Nematoden und Bdelloide. Die Hauptmenge dieser Organismen gehört dem Litoral, zum Teil sogar dem Plankton des Sees an (*Tabellaria fenestrata*) und scheint im Sande, nachdem sie durch die Wellen dorthin gespült wurde, nur mehr ein kurzes Leben zu fristen. Nur das entferntere Eupsammon hat vielleicht seine eigene, schon mehr dem trockenen Boden ähnliche Fauna.

Am 20. IX. wurde nach einer stürmischen Nacht an derselben Stelle eine Zählung durchgeführt, deren Ergebnis in der folgenden Tabelle zusammengestellt ist. Lufttemperatur + 4,0° C, Wassertemperatur 5,7° C, p_H (des Seewassers) 7,6.

	Temperatur °C	Wassergehalt Vol. %	Korngröße Gewichts-%					Flagellaten	Rotatorien	Diatomeen
			> 1	1—0,5	0,5—0,25	< 0,25	mittl. mm ∅	Organismen/cm³		
Hydrops.	5,7	40	60	30	10	0	0,78	—	12	60
Hygrops.	5,7	27	90	10	0	0	0,93	40	—	32
Eups.	5,1	21	5	40	50	5	0,38	—	—	88

Die Besiedlung war nach dem Sturm sehr deutlich ärmer als bei ruhigem Wetter; Rotatorien fanden sich nur im submersen Sand, und Ciliaten fehlten ganz.

Eine weitere sandige Uferstelle findet sich bei der Mündung der von Thienemann (1941) so genannten „Boreochlus"-Quelle. Der Sand ist auch hier ziemlich grobkörnig, das Ufer flach und der Strand tief eingebuchtet und daher der Wellenwirkung nicht sehr stark ausgesetzt. Die Quelle, über die nähere Angaben bei Thienemann zu finden sind, ergießt sich nach einem Lauf von wenigen Metern in den See; der Sand wird an der Entnahmestelle von Quell- und Seewasser durchfeuchtet. Die Entnahme wurde am 21. IX., 15 Uhr, bei trübem Wetter durchgeführt. Lufttemperatur + 3,5° C, Seetemperatur 5,2° C, Quelltemperatur 4,5° C, trockener Sand 4,5° C.

Unter den Rotatorien wurden *Colurella lepta, Cephalodella pseudocuneata* und 2 Bdelloidenarten gesehen. Die Besiedlung ist hier etwas intensiver als in der Stationsbucht, was sicher auf das

zuströmende Quellwasser zurückzuführen ist; auch die wellengeschütztere Lage mag einen gewissen Einfluß ausüben.

	Temperatur °C	Wassergehalt Vol. %	Korngröße Gewichts-% > 1	1—0,5	0,5—0,25	< 0,25	mittl. mm Ø	Flagellaten (Organismen pro cm³)	Ciliaten	Rotatorien	Blaualgen	Grünalgen	Diatomeen
Hydrops.	4,5	39	50	47	3	0	0,75	24	1	—	—	—	540
Hygrops.	4,5	40	40	50	10	0	0,68	120	4	12	12	84	132
Eups.	4,0	36	45	52	3	0	0,72	150	4	—	—	11	43

Etwa 100 Schritt von der Boreochlusquelle nach Westen, bei der Motorbootlandungsstelle der Abisko-Turiststation liegt wieder eine Sandstrandstelle. Sie ist nach E zu offen und etwas steiler geböscht als die Stationsbucht; die Körnung des Sandes ist auffallend ungleichmäßig. Die Proben wurden am 21. IX., 15 Uhr 30 Minuten, bei trübem Wetter und + 3,5° C Lufttemperatur entnommen. Wassertemperatur 5,2° C, trockener Sand 4,2° C.

	Temperatur °C	Wassergehalt Vol. %	Korngröße Gewichts-% > 1	1—0,5	0,5—0,25	< 0,25	mittl. mm Ø	Flagellaten (Organismen pro cm³)	Ciliaten	Blaualgen	Grünalgen	Diatomeen
Hydrops.	5,2	38	64	35	1	0	0,82	68	—	—	—	38
Hygrops.	5,2	37	35	53	12	0	0,65	133	—	—	24	44
Eups.	4,8	26	70	17	10	3	0,82	109	3	16	31	94

Es zeigen sich keine sehr auffallenden Unterschiede gegenüber den beiden vorher untersuchten Stellen.

Zu den Torneträskuferproben ist auch noch die folgende Entnahme von der östlichen Außenseite des Abiskojokk-Deltas im Winkel mit dem Ufer zu rechnen. Sie ist hauptsächlich im Vergleich mit Proben von anderen Deltastellen, die vorwiegend vom Fluß gespeist werden, von Interesse. Entnahme am 21. IX., 16 Uhr, trübes Wetter, Lufttemperatur + 3,5° C, Wassertemperatur 3,4° C, trockener Sand 3,1° C.

Durch die wesentlich geringere Korngröße, den sehr geringen Böschungswinkel des Sandes und den durch diese beiden Um-

	Temperatur °C	Wassergehalt Vol. %	Korngröße Gewichts-% > 1	1—0,5	0,5—0,25	< 0,25	mittl. mm Ø	Flagellaten (Organismen pro cm³)	Ciliaten	Rotatorien	Oligochäten	Tardigraden	Blaualgen	Grünalgen	Diatomeen
Hydrops.	3,4	45	2	44	54	0	0,38	40	2	1	1	—	—	—	68
Hygrops.	3,4	44	5	13	77	5	0,31	211	1	—	—	—	—	28	185
Eups.	2,6	45	11	70	19	0	0,51	68	1	—	—	1	14	28	405

stände bedingten sehr hohen Wassergehalt der Proben hat diese Sandstelle physikalisch bereits eine sehr große Ähnlichkeit mit den anschließend zu besprechenden Deltaproben. In ihrer biologischen Besiedlung gehört sie aber noch vollständig zu den Torneträskufer-Biotopen, die durch ihre Arten- und Individuenarmut charakterisiert sind. Die Psammonlebewelt setzt sich in allen diesen Proben vorwiegend aus Flagellaten und Diatomeen zusammen, und auch in diesen beiden Gruppen werden nur cm³-Zahlen von wenigen Hundert erreicht. Die Vertreter anderer Tier- und Pflanzengruppen müssen als zufällige Einzelfunde betrachtet werden. Es handelt sich auch — was die Rotatorien und Ciliaten angeht — nicht um Spezialformen des Sandes, sondern um Tiere, die auch im benachbarten Litoral des Sees vorkommen. Vermutlich liegen die Verhältnisse für die anderen Gruppen, für die mir die Spezialkenntnisse fehlen, ebenso. Das Psammon des Torneträskufers stellt also, zum mindesten in seinen obersten grobkörnigen und stark durchbewegten Schichten, einen mehr oder minder leeren Biotop dar, in den nur durch die starke Wellentätigkeit des großen Sees immer wieder litorale Organismen eingeschwemmt werden. Nur kleine farblose Flagellaten, die sich vermutlich vorwiegend in dem die einzelnen Sandkörner umschließenden Oberflächenhäutchen aufhalten, und Diatomeen, die durch ihre Kieselpanzerung resistenter gegen mechanische Beanspruchung sind, scheinen sich in diesem Milieu halten und vielleicht auch vermehren zu können. Die Tatsache, daß die Individuenzahl im ruhigeren Eupsammon zunehmen, spricht auch dafür, daß die starke Durchbewegung des Milieus hier in erster Linie der begrenzende Faktor ist.

Abiskojokk-Delta: bei herbstlichem Niedrigwasser liegt das flache, feinsandige Delta des Abiskojokk bis weit in den See hinaus frei. Eine Anzahl größerer Wasserlachen stehen durch kleine Rinnsale entweder mit dem Fluß oder See in Verbindung, oder sie sind oberflächlich ganz abgeschlossen. Der Sand ist auf weite Strecken intensiv durchfeuchtet.

Am 17. IX. wurden zwei Serien von einer mit dem See verbundenen Stelle und von einer abgeschlossenen Lache entnommen. Lufttemperatur 5,0° C, Flußwasser 4,9° C, Seewasser 5,2° C, $p_H = 7{,}8$.

	Temperatur °C	Wassergehalt %Vol.	Korngröße Gewichts-% > 1	1–0,5	0,5–0,25	> 0,25	mittl. mm∅	Flagellaten (Organismen pro cm³)	Ciliaten	Rotatorien	Nematoden	Oligochäten	Tardigraden	Chironomid.	Blaualgen	Grünalgen	Diatomeen
In Verbindung mit dem See																	
Hydrops.	5,0	55	5	13	50	32	0,27	8250	—	2	1	—	1	—	170	150	16 300
Hygrops.	5,0	47	6	25	44	25	0,32	564	155	3	1	1	1	—	282	280	3 347
Eups.	5.7	50	7	20	38	35	0,28	1350	—	5	—	—	—	—	—	—	2 550
abgeschlossene Lache																	
Hydrops.	4,9	49	10	20	50	20	0,35	200	30	15	15	—	1	2	100	200	45 000
Hygrops,	4,9	52	10	33	50	7	0,40	90	10	—	15	—	—	—	330	—	16 500
Eups.	5,8	48	7	20	60	13	0,33	20	4	—	—	—	—	—	—	—	2 250
oberfl. trockener Sand	6,2	2	22	68	8	2	0,58	keine Organismen, nur Detritus, Diatomeenschalen									

Gegenüber den Uferproben fällt hier neben der geringen Korngröße und dem hohen Wassergehalt die große Menge von Algen, insbesondere von Diatomeen, auf. Die tierischen Organismen sind mit viel mehr Gruppen, allerdings auch nur mit geringen cm^3-Zahlen, vertreten.

Eine Vergleichszählung nach der von mir verwendeten Zählmethode im überstehenden Probenwasser und nach der von Pennak (1940) angegebenen Auswaschmethode wurde an einer weiteren Probe aus dem Delta am 26. IX. durchgeführt. Die Probe wurde an einer mit dem Fluß in Verbindung stehenden Stelle entnommen. Die beiden Zählungen ergeben — umgerechnet auf 1 cm^3 Sand — durchaus vergleichbare Werte, abgesehen von den Diatomeen, für die man mit der Auswaschmethode nur auf einen Bruchteil der Individuen kommt, die sich aus der direkten Zählmethode ergeben. Der Grund für diese Differenz ist vorderhand noch unklar.

Unter den Diatomeen spielt *Navicula mutica* die Hauptrolle; daneben kommen *Ceratoneis arcus, Meridion circulare, Diatoma*

hiemale und andere Kaltwasserformen sowie die verschiedensten litoralen Arten vor. Desmidiaceen und die Gattung Oscillatoria bedingen in der Hauptsache die angegebenen Grün- und Blaualgenzahlen. Die Flagellatenzahlen umfassen sowohl farblose als auch grüne Formen. Von Rädertieren wurden am häufigsten *Notholca labis, Cephalodella pseudocuneata, Dicranophorus longidactylum* und *Colurella lepta* gesehen. Daneben kommen vor: *Elosa spinifera, Trichotria curta, Colurella colurus, Cephalodella gibba, Encentrum* spec., *Monommata aeschyna, Trichocerca* spec., Dauereier verschiedener Spezies und mindestens 3 Bdelloidenarten. Auf die Verteilung der Arten in den verschiedenen Psammonbereichen soll in dem Anhangskapitel über die Rotatorien noch näher eingegangen werden. Die gefundenen Gastrotrichen gehören der Gattung Chätonotus, die Tardigraden der Gattung Macrobiotus an.

	Flagellaten	Ciliaten	Rotatorien	Nematoden	Tardigraden	Gastrotrichen	Grünalgen	Diatomeen	
Hydrops.	60	1	5	—	1	—	90	45 000	Direkte Zählung im Probenwasser
Hygrops.	158	5	15	1	—	1	60	15 000	
Eups.	15	15	2	—	—	1	60	16 500	
Hydrops.	60	—	8	—	—	1	60	12 600	Auswaschen mit 10 cm³ Waschwasser
Hygrops.	150	4	30	1	—	2	60	9 000	
Eups.	30	—	6	—	—	1	60	3 000	

Auf die physikalischen Unterschiede zwischen See- und Deltapsammon wurde schon hingewiesen; der feinkörnige und sehr einheitliche Sand des Deltas liegt fast ganz ruhig, so daß die Wasserströmung im Sand hauptsächlich durch die Oberflächenverdunstung bedingt und daher sehr gleichmäßig ist. Trotz der weit gegen das Ufer zu reichenden Durchfeuchtung nimmt aber die Besiedlungsdichte von der Wasserlinie weg sehr rasch ab. Bereits in 1 m Entfernung findet man vorwiegend leere Diatomeenschalen, die Ciliaten fehlen fast ganz, und von Rotatorien kommen nur *Notholca labis* und *Cephalodella pseudocuneata* vereinzelt vor.

Diese Beobachtung spricht dafür, daß hier im Delta neben dem Wegfall der Wellenwirkung die immer neue Zufuhr von Algen und Detritus aus dem Flußwasser die Ursache für die im Vergleich zum Seeufer viel intensivere Besiedlung des Sandes ist. Diese ge-

formten Nährstoffe werden bereits nahe der Uferlinie abfiltriert, und die große Oberfläche des Substrats bietet vor allem den sessilen Algenformen eine gute Entwicklungsmöglichkeit; die Algen ihrerseits liefern wieder die notwendige Nahrung für die tierischen Sandorganismen. So stellt auch das Psammon des Deltas einen Biotop dar, der erst sekundär durch den Fluß besiedelt wird; dementsprechend finden sich auch unter den Diatomeen sowohl wie unter den Rotatorien des Deltapsammon eine Anzahl typischer Fließwasserformen.

Lagune Infolge der steilen Böschung des Sandwalles, der die Lagune vom See trennt, ist hier der Gürtel des durchfeuchteten Psammon ziemlich schmal und die Zone des Hygropsammon auf wenige Zentimeter beschränkt. Die Wellenwirkung fällt hier vollständig weg.

Das Plankton der Lagune unterscheidet sich wesentlich von dem des Sees; es enthält eine große Zahl von Rotatorien, vor allem *Asplanchna priodonta* (mit Männchen und Dauereiern) und *Synchäta grandis* (?). Daneben kommt reichlich *Polyarthra dolichoptera, Keratella stipitata* und *Ascomorpha ecaudis* vor. Auffallend viele Individuen tragen Dauereier, auch viele Cysten von Ceratium, Podophrya (Suctoria) und von Mallomonas acrocomos sowie Ephippien von Bosmina wurden gesehen. Die Biocoenose der Lagune bereitet sich bereits Mitte September auf die lange Ruheperiode des arktischen Winters vor. Ein beträchtlicher Teil dieser Dauerstadien wird im Psammon abgelagert.

Eine Probenserie von der Lagune wurde am 19. IX. entnommen. Lufttemperatur 6,0° C, Wassertemperatur 5,6° C, trockener Sand 7,6° C, $p_H = 8$.

	Temperatur ° C	Wassergehalt % Vol.	Korngröße > 1	1—0.5	0.5—0,25	< 0,25	mittl. mm Ø	Amöben	Ciliaten	Rotatorien	Rotatorien-Dauereier	Nematoden	Gastrotrichen	Oligochäten	Cyclopiden	Harpacticiden	Nauplien	Chironomiden	Milben	Diatomeen	Grünalgen	Chrysophyceen (Mallomonas)
			Gewichts-%					Organismen in 1 cm³ Sand														
Hydrops.	5,9	41	4	78	18	0	0,48	10	3075	12	12	1	1	2	—	—	—	—	—	1230	246	2460
Hygrops.	6,0	39	10	50	40	0	0,45	—	4680	234	527	1	—	1	—	—	1	2	—	1404	—	2574
Eups.	6,8	39	2	52	46	0	0,40	936	4232	234	—	2	—	3	1	2	3	1	2	702	—	3510

Die wichtigsten gefundenen Protozoen- und Rotatorienarten sind: *Amöba limax, Acanthocystis* spec., *Stentor coeruleus, St. niger, Nassula* spec., *Vorticella* spec., *Stylonychia* spec., *Halteria* spec.,

Lionotus fasciola, Loxodes rostrum, verschiedene Holotriche. *Colurella lepta, Cephalodella pseudocuneata, C. physalis, Dicranophorus longidactylum, Lepadella acuminata, L. ovalis, Monostyla closterocerca, Trichotria pocillum, Notholca labis,* Bdelloide; verschiedene Dauereier, aber vorwiegend die von Asplanchna.

Die Korngröße des Lagunenpsammon ist sehr einheitlich und liegt nahe um 0,5 mm, der Sand ist also wesentlich gröber als im Delta, aber feiner und vor allem viel gleichmäßiger als am Torneträskufer. Der Wassergehalt ist niedriger als im Delta, aber höher als in den meisten Uferproben. Was die physikalischen Bedingungen anlangt, nimmt die Lagune also eine Zwischenstellung zwischen Delta und Ufer ein. Der biologische Aspekt ist aber ein völlig anderer. Die Diatomeen spielen keineswegs dieselbe überragende Rolle wie im Delta, sie treten zurück gegenüber Ciliaten, Flagellaten (Chrysomonade *Mallomonas akrokomos* als Hauptform) und Rotatorien. Im Eupsammon sind auch reichlich Amöben vorhanden. Andere Tier- und Pflanzengruppen sind nicht in großer Menge, aber in größerer Mannigfaltigkeit vertreten als in den anderen Psammonbiotopen. Schon ein flüchtiger Blick auf die gefundenen Arten zeigt den bedeutend eutropheren Charakter des Lagunenpsammons, das als einziger der untersuchten Biotope eine eigene, von dem angrenzenden Wasser deutlich abweichende Biozoenose aufweist.

Auch mit dem Lagunenpsammon wurde ein Vergleich meiner Zählmethode mit der von Pennak durchgeführt:

	Amöben	Heliozoen	Ciliaten	Rotatorien	Rotatorien-Dauereier	Gastrotrichen	Nematoden	Harpacticiden	Chironomiden	Chrysophyceen (Mallomonas)	Blaualgen	Grünalgen	Diatomeen	
Hydrops.	—	615	12	25	—	—	1	—	—	8200	20	50	246	Direkte Zählung im Probenwasser
Hygrops.	—	—	585	234	580	12	12	1	—	24600	—	—	234	
Eups.	23	—	156	59	585	—	—	—	—	—	—	—	1404	
Hydrops.	—	2400	36	28	—	—	—	—	1	8400	—	—	240	Auswaschen mit 10 cm³ Waschwasser
Hygrops.	—	—	700	300	470	—	20	—	2	20000	—	—	400	
Eups.	—	—	200	80	400	—	—	—	—	—	—	—	3500	

In manchen Gruppen ist die Übereinstimmung durchaus zureichend (Ciliaten, Rotatorien, Mallomonas); die Diatomeen stimmen zum mindesten in der Größenordnung überein, wobei es

allerdings auffallend ist, daß hier im Gegensatz zur ersten Vergleichszählung die Auswaschmethode höhere Zahlen liefert als die direkte Zählung; die Amöben, Blau- und Grünalgen sind bei der Waschmethode ganz verlorengegangen, dagegen finden sich im überstehenden Wasser keine Chironomiden und offenbar zu wenig Heliozoen. Um wirklich genaue quantitative Resultate zu erzielen, müßte man wahrscheinlich für jede einzelne Tier- und Pflanzengruppe eine Spezialmethode der Auswaschung ausarbeiten; für eine Übersichtszählung muß man sich jedoch mit den Größenordnungen der Organismen, die bei jeder Zählmethode zum Ausdruck kommen, begnügen.

Beeinflussende Faktoren.

Die das Lebensmilieu des Psammon ausschlaggebend beeinflussenden Faktoren lassen sich in 3 Gruppen unterteilen:

1. Das Kleinklima im Sand, d. h. die Auswirkung meteorologischer Faktoren, wie Einstrahlung, Temperatur, Luftdruck, Luftfeuchtigkeit, Verdunstung, Wind und Regen, auf das Psammonmilieu. Der Temperaturgang im Sand, die Wasserströmung in den Porenräumen und damit der Chemismus des Porenwassers, der Gasaustausch zwischen Sand und Luft werden durch diese Faktoren geregelt.

2. Die mechanische Beanspruchung und Bewegung des Sandes, d. h. die Wirkung des Wellenschlages auf den Biotop. Sie hängt von der Windrichtung und -stärke, von der Größe des Sees, von der geographischen Lage und von der Morphologie des Strandes ab und bedingt die Kornzusammensetzung des Sandes, die ständige Veränderung der Porenräume und das Ausmaß des Nachschubes von Seewasser in das Psammon.

3. Der Nährstoffgehalt des angrenzenden freien Wassers bzw. sein Gehalt an Organismen und organischem Detritus. Er bildet die Grundlage für das gesamte Leben im Psammon, liefert die Nährsalze für die Algen und die geformte Nahrung für die Tiere, während der Sand an sich nur ein Substrat mit großer Oberfläche bietet. Daß diese 3 Faktorengruppen nicht scharf voneinander zu trennen sind, sondern sich gegenseitig beeinflussen und miteinander in Wechselwirkung stehen, liegt auf der Hand.

Von der ersten Faktorengruppe, die das Kleinklima im Sand bedingt, wurde bei der vorliegenden Untersuchung nur die Temperatur direkt gemessen; doch zeigen diese Messungen deutlich den Einfluß der Einstrahlung und der Verdunstung auf das Milieu des

Psammon. Nachstehende Tabelle gibt eine Zusammenstellung der im Psammon von Abisko durchgeführten Temperaturmessungen in °C.

Biotop, Wetter	Lagune wechselnd bewölkt	Lagune Regen, windstill	Stationsbucht Regen, windstill	Lagune trüb, schwach windig	Boreochlusquelle trüb, schwach windig	Motorbootbucht trüb, schwach windig	Deltabucht trüb, schwach windig	Lagune sonnig, windstill	Stationsbucht sonnig, windstill	Lagune diesig, etwas Sonne	Delta diesig, etwas Sonne	Lagune trüb, windig	Delta Regen, windig
Datum: IX. 1952	19. 15 h	20. 13 h	20. 13 h	21. 14 h	21. 15 h	21. 15 h	21. 16 h	22. 12 h	22. 12 h	24. 14 h	24. 15 h	25. 11 h	26. 13 h
Luft.	6,0	4,0	4,0	3,5	3,5	3,5	3.5	2,5	2,5	5,0	5,0	4,5	4,5
Uferwasser	5,6	4,7	5,7	4,6	4,5	5,2	3,4	3,9	4,9	3,1	4,9	3,7	3,9
Hydrops.	5,9	5,1	5,7	4,6	4,5	5,2	3,4	4,4	4,9	3,1	4,9	3,9	3,7
Hygrops.	6,0	5,1	5,7	4,5	4,3	5,2	3,4	4,4	4,9	3,1	4,9	3,8	3,7
Eups.	6,8	6,0	5,1	4,5	4,0	4,8	2,6	8,6	3,7	6,2	5,7	4,3	4,0
trockener Sand	7,6	—	—	5,1	4,5	4,2	3,1	14,0	4,4	6,6	—	5,2	—

Unter den im Monat September herrschenden herbstlichen Verhältnissen ist die Temperatur in Abisko gleichmäßig kühl, mit nur sehr geringen Schwankungen im Wechsel von Tag und Nacht und von Sonnenschein und trübem Wetter. Die Lufttemperaturen stiegen nicht über + 6° C und sanken nie unter den Nullpunkt, doch drückte sich der täglich tiefere Sonnenstand und die Abnahme der Tageslänge in einem sehr gleichmäßigen allmählichen Absinken der Temperatur aus. Noch gleichmäßiger verläuft die Temperatur des Torneträsk; dieser riesige Wärmespeicher ist von Wetterschwankungen unabhängig, während die kleine abgeschlossene Lagune den Gang der Lufttemperatur — mit einer gewissen Verzögerung — mitmacht. Für die im Psammon gemessenen Temperaturen ist jedoch nicht so sehr die Lufttemperatur, als vielmehr die Sonneneinstrahlung einerseits und die Oberflächenverdunstung anderseits von ausschlaggebender Bedeutung.

Abb. 1 zeigt den Gang der Temperatur vom Wasser zum Land im südexponierten Psammon der Lagune und im unmittelbar benachbarten nordexponierten Psammon des Torneträsk an zwei aufeinanderfolgenden Tagen, einem trüben, windigen und einem sonnigen, windstillen Tag. Bei trübem, windigem Wetter zeigt der Sand der Lagune im Hygropsammon einen minimalen Temperatur-

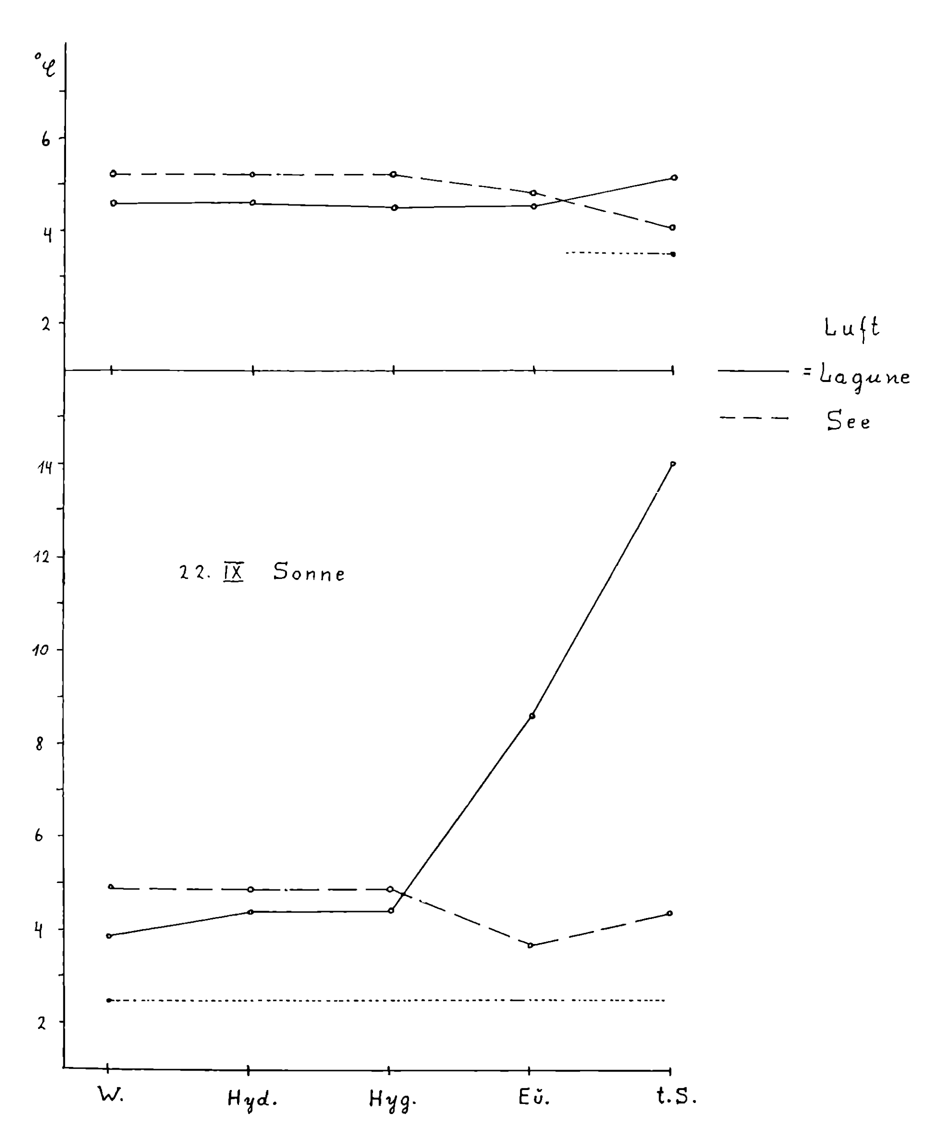


Abb. 1. Temperaturgang im Psammon von Lagune und See an einem trüben und an einem sonnigen Tag. W = Wasser, Hyd. = Hydropsammon, Hyg. = Hygropsammon, Eu. = Eupsammon, t. S. = trockener Sand.

abfall gegenüber der Wassertemperatur, hervorgerufen durch die Verdunstung in den Augenblicken, in denen die Welle sich zurückzieht; von hier zum Eupsammon bleibt die Temperatur gleich, d. h. Verdunstung und Einstrahlung halten sich die Waage, und im trockenen Sand nimmt sie sogar infolge der auch an trüben Tagen vorhandenen diffusen Strahlung etwas zu und liegt um 1,6° C höher als die Lufttemperatur. Im Psammon des Sees nimmt dagegen die Temperatur vom Wasser zum Land zu allmählich ab und nähert sich immer mehr der Lufttemperatur. Ganz anders ist der Temperaturgang bei schönem Wetter. Im Hydro- und Hygropsammon, das in ständigem Austausch mit dem freien Wasser steht, ist zwar die Temperatur in der Hauptsache von der Wassertemperatur abhängig, doch wird in der Lagune durch Einstrahlung auf den dunklen, südexponierten Sand, trotz der ständigen Wärmeableitung durch das Wasser, eine geringe Erwärmung (0,5° C) im Hydropsammon bewirkt. Im Eupsammon der Lagune beträgt die Strahlungserwärmung 4,2° C, obwohl ihr die Verdunstungsabkühlung der kapillar durchfeuchteten Sandoberfläche entgegenwirkt. Im trockenen Sand ist diese Strahlungserwärmung dementsprechend noch viel größer, die Temperatur des trockenen Sandes ist um 11,5° C höher als die Lufttemperatur und erreicht mit 14,0° C eine Höhe, wie sie in Abisko um diese Jahreszeit kaum noch anderswo anzutreffen sein wird. Der gleichzeitige Temperaturgang am nordexponierten Ufer des Sees ist ein ganz anderer: während Hydro- und Hygropsammon genau die Temperatur des Sees haben, zeigt sich im Eupsammon ein beträchtlicher Abfall als Wirkung der Verdunstungsabkühlung. Die Einstrahlung kann sich hier kaum auswirken, da die Sonne am 21. IX. bei der geographischen Breite Abiskos (68° n. Br.) schon sehr tief am südlichen Himmel steht und die Strahlen daher fast parallel zum Hang einfallen; sie ruft nur eine geringe Erwärmung des trockenen Sandes (0,7° C) über das Eupsammon hervor. Es liegt auf der Hand, daß die Verhältnisse bei hohem Sonnenstand, zur Zeit der Mitternachtssonne ganz anders sein müssen, und es wird vergleichsweise von Interesse sein, zu dieser Zeit Temperaturmessungen durchzuführen. Für die Psammonorganismen sind diese großen Temperaturdifferenzen, die ein Vielfaches der Tag- und Nachtschwankungen der Lufttemperatur betragen, von größter Bedeutung.

Abb. 2 zeigt den Verlauf der Temperatur in der Lagune und im angrenzenden Sand während einer Woche bei sehr verschiedener Witterung. In dieser Abbildung kommt vor allem die Tatsache zum Ausdruck, daß die Wassertemperatur der Lagune den Gang der Lufttemperatur mit einer gewissen Verzögerung

und Abschwächung mitmacht, daß die Temperatur von Hydro- und Hygropsammon sich nur ganz unwesentlich von der Wassertemperatur unterscheidet und daß die Temperatur des Eupsammon dagegen einen ganz anderen Verlauf hat, der sich vielmehr dem im trockenen Sand nähert. Es besteht also zwischen Hygro- und Eupsammon, was die Temperaturverhältnisse anlangt, ein deutlicher Sprung, der das Eupsammon zu einem ganz andersartigen Biotop stempelt. Da auch die Strömungsverhältnisse und der Wasserwechsel in diesen beiden Zonen ganz verschieden sind und damit auch die Ernährungsverhältnisse der Organismen, scheint die Maßnahme von P e n n a k (1940) sehr berechtigt, der das ge-

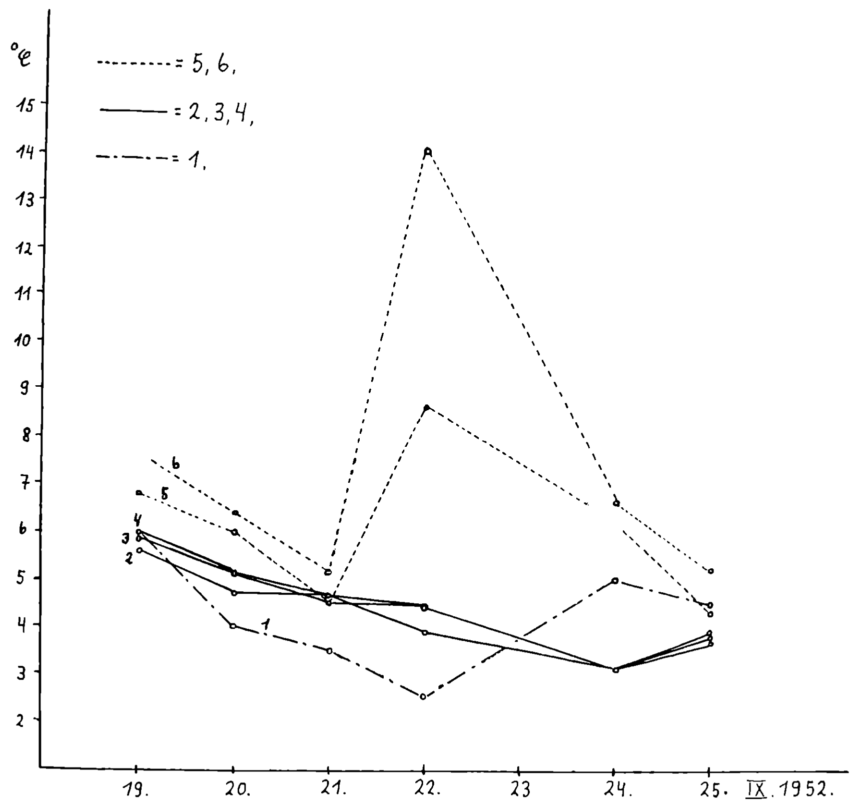


Abb. 2. Temperaturgang im Psammon der Lagune im Verlauf einer Woche. 1 = Lufttemperatur; 2, 3, 4 = Temperatur von Wasser, Hydro- und Hygropsammon; 5, 6 = Temperatur von Eupsammon und trockenem Sand.

samte „Psammolitoral" viel schärfer in die Zone von der Wellenschlagsgrenze landeinwärts und in die submerse Zone trennt, als es vorher Wiszniewski getan hatte. Auch die Verteilung der Organismen läßt darauf schließen, daß die Grenze des Wellenschlags eine sehr wichtige Linie für den Psammonbiotop darstellt.

Neben dem Temperaturgang ist einer der wichtigsten Milieufaktoren des Psammon die Wasserströmung. Soweit sie nicht direkt vom Wellenschlag abhängig ist, wird sie durch die Verdunstung und die Kapillarität des Sandes geregelt. In Eupsammon besteht im allgemeinen ein der Gravitation entgegengerichteter Strom vom Wasser zum Lande; nur bei starken Regenfällen und sehr geringer Verdunstung fließt der Strom im entgegengesetzten Sinn. Da die kapillare Steighöhe im Sand von der Korngröße und Kornzusammensetzung abhängig ist, wird die Intensität dieses Stromes neben der Verdunstung durch diese beiden Größen bestimmt. Über die theoretisch-physikalischen Beziehungen zwischen Korngröße, Kapillarität, Wassergehalt und Verdunstung sind Experimente im Gang, über die gesondert berichtet werden soll. Hier kann nur ganz kurz auf die rein empirischen Messungen im Psammon von Abisko eingegangen werden. Die gefundenen Korngrößen wurden bereits in den tabellarischen Übersichten über die einzelnen Proben angeführt. In der folgenden Tabelle ist eine Zusammenstellung der errechneten mittleren Korngrößen und des Wassergehalts gegeben:

	Hydrops.		Hygrops.		Eups.	
	Wassergehalt Vol. %	Korngröße mm	Wassergehalt Vol. %	Korngröße mm	Wassergehalt Vol. %	Korngröße mm
Stationsbucht	40	0,78	27	0,93	21	0,38
Boreochlusquelle ..	39	0,75	40	0,68	36	0,72
Motorbootbucht ...	38	0,82	37	0,65	26	0,82
Delta außen	45	0,38	44	0,31	45	0,51
Delta innen I	55	0,27	47	0,32	50	0,28
Delta innen II	49	0,35	52	0,40	48	0,33
Lagune...........	41	0,48	39	0,45	39	0,40
Mittelwerte	44	0,55	41	0,53	38	0,49

Es zeigt sich eine merkliche, wenn auch nicht sehr bedeutende Abnahme der mittleren Korngröße vom See zum Strand hin: Hydrops. 0,55, Hygrops. 0,53, Eups. 0,49 mm. Ebenso nimmt,

wie ja zu erwarten ist, der Wassergehalt vom See zum Strand hin ab: Hydrops. 44, Hygrops. 41, Eups. 38 Vol. %.

Eine graphische Darstellung des Wassergehaltes und der zugehörigen mittleren Korngrößen der untersuchten Psammonproben zeigt die Abb. 3. Die einzelnen Punkte sind je nach ihrer Entnahme im Hydro-, Hygro- und Eupsammon mit verschiedenen Signaturen gekennzeichnet. Es ergibt sich eine merkbare Zunahme des Wassergehaltes mit abnehmender Korngröße im

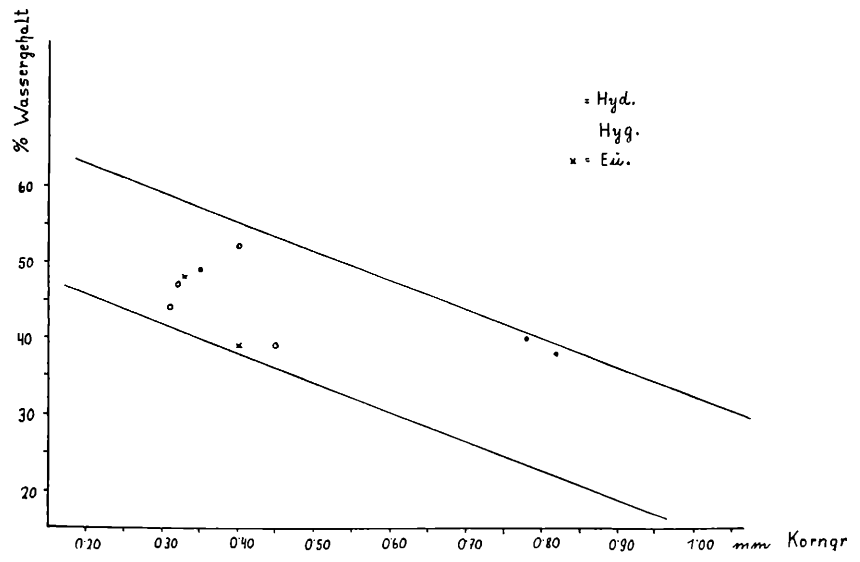


Abb. 3. Beziehung zwischen Wassergehalt und Korngröße im Psammon von Abisko.

Sande von Abisko, wobei die einzelnen Punkte nicht auf einer Kurve oder Geraden, sondern mit einer beträchtlichen Streuung auf einem breiten Streifen verteilt liegen. Dafür ist einerseits die Ungenauigkeit, die der Methode der Wassergehaltsbestimmung anhaftet, vor allem aber die Art der Berechnung der mittleren Korngröße, gegen die verschiedene prinzipielle Einwände möglich sind, auf die hier nicht eingegangen werden kann, verantwortlich.

Es treten also hier in bezug auf den Wassergehalt zwei einander entgegenwirkende Gesetzmäßigkeiten auf; einerseits nimmt die Korngröße vom See zum Land ab und der Wassergehalt mit abnehmender Korngröße zu: er müßte also, unter Annahme eines absolut ebenen Strandes, vom See zum Land zunehmen; anderseits

nimmt der Wassergehalt entsprechend dem Böschungswinkel des Strandes vom See zum Land mehr oder minder rasch ab. Der tatsächliche Wassergehalt ergibt sich also aus der Differenz dieser beiden Faktoren.

Die Kornzusammensetzung ist im wesentlichen durch die Wellenbewegung bedingt, und es kann daher aus ihr auf die *Wellenbewegung bzw. die mechanische Beanspruchung* des Sandes rückgeschlossen werden. Der Brandung stark ausgesetzter Strand zeigt an der unmittelbaren Uferlinie auffallend groben Schotter und auch noch an entfernten Sandstellen sind vereinzelt grobe Körner dem feinen Sand beigemischt. Wenig durchbewegter Strand zeichnet sich durch sehr einheitliche Korngröße aus, die von der Uferlinie nach see- und landwärts abnimmt. *Die Gleichmäßigkeit der Körnung kann also als Maß der mechanischen Durchbewegung des Psammon gewertet werden.*

Die Abb. 4 stellt die Kornzusammensetzung der untersuchten Proben entsprechend den Größenkategorien > 1 mm, 1—0,5 mm, 0,5—0,25 mm und < 0,25 mm dar. Diese Darstellungsweise ist noch nicht völlig befriedigend, da die Zusammenfassung in derartige Gruppen willkürlich manche Korngrößendifferenzen besonders betont, andere ebenso große aber völlig verschwinden läßt. So erscheint z. B. das Eupsammon der Probe 1 vom Torneträsk in dieser Darstellung recht uneinheitlich, obwohl tatsächlich die Hauptmenge der Körner nur wenig von 0,5 mm Durchmesser abweicht und die groben bzw. feinen Bestandteile kaum eine Rolle spielen; das Hygropsammon derselben Probe, das tatsächlich aus sehr verschieden großem Grobsand von > 1 mm Durchmesser besteht, erscheint dagegen in der Darstellung sehr einheitlich. Vor allem aber verschieben einzelne größere Steine, die für die Beurteilung des Milieus ganz belanglos sind, das Bild sofort beträchtlich zugunsten der Kategorie > 1. (Das trifft für alle Proben aus dem Delta zu!) Es soll bei späteren Untersuchungen versucht werden, die Methode der Korngrößenbestimmung entsprechend zu modifizieren. Immerhin zeigt die Abb. 4 wenigstens in großen Zügen die 3 verschiedenen Sandtypen des Torneträsk: in Probe 1, 2 und 3 überwiegen Grobbestandteile, Probe 4 und 5 bestehen vorwiegend aus Sand mittlerer Korngröße, bei Probe 6 und 7 dagegen ist der Feinsand ausschlaggebend.

Diesen 3 Gruppen der Kornzusammensetzung entsprechen nicht nur 3 verschiedene Grade der mechanischen Durchbewegung und Beanspruchung des Biotops durch verschieden starken Wellenschlag, sondern auch 3 sehr verschiedene Aspekte der tierischen

und pflanzlichen Besiedlung. Diese sollen an der besonders auffallenden Verteilung der Diatomeen, Ciliaten und Rotatorien demonstriert werden:

Individuenzahl/cm³ Sand	Lagune	Delta	See
Diatomeen............	1040	14300	145
Ciliaten	2150	25	1
Rotatorien.	134	8	2

Während die Diatomeen eine ungeheure Anhäufung im Psammon des Deltas zeigen, werden im Lagunenpsammon die meisten Ciliaten und Rotatorien gefunden; das Seeufer zeigt in jeder Hinsicht die ärmste Besiedlung. Das bedeutet aber noch nicht, daß die verschiedene Korngröße dieser 3 Biotope an sich die Ursache für die verschiedene Besiedlung sein muß, im Gegen-

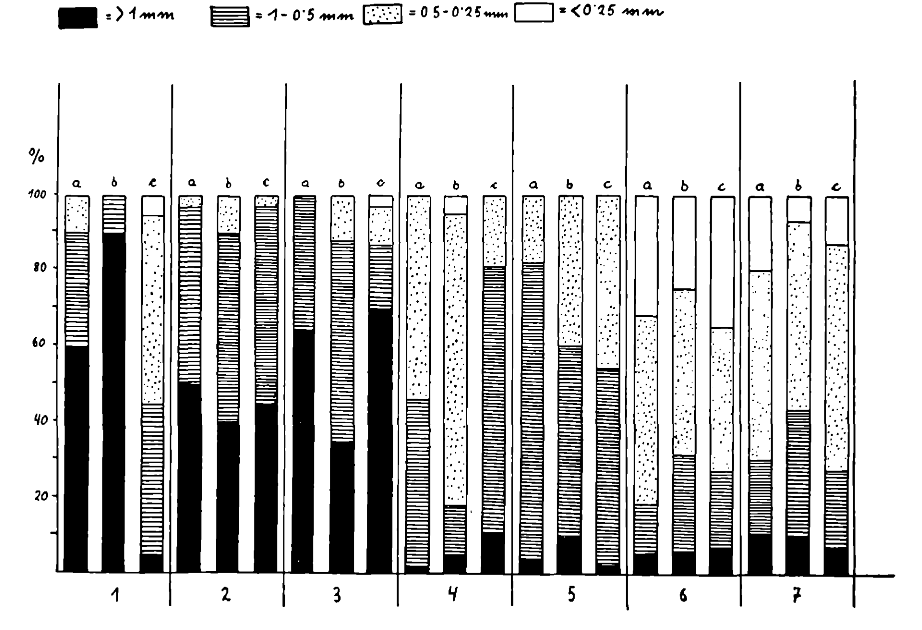


Abb. 4. Kornzusammensetzung der Sandproben. 1 = Stationsbucht; 2 = Boreochlusquelle; 3 = Motorbootbucht; 4 = Delta außen; 5 = Lagune; 6 = Delta 1; 7 = Delta 2; a = Hydrops.; b = Hygrops.; c = Eups.

teil spricht ein Vergleich der Proben von Lagune und Außenseite des Deltas, die eine analoge Kornzusammensetzung, aber sehr verschiedene Besiedlung aufweisen, eher dafür, daß die Organismengemeinschaft innerhalb gewisser Grenzen von der Korngröße unabhängig ist; hier dürfte der Temperatur und vor allem dem verschiedenen Nährstoffgehalt eine viel größere Bedeutung zukommen. Sehr grober Sand von über 1 mm Durchmesser scheint aber auf alle Fälle der Entwicklung der Psammonbiocoenose abträglich zu sein.

Die dritte Faktorengruppe, der Nährstoffgehalt des Psammon und des an das Psammon angrenzenden Wassers, wurde bei der vorliegenden Arbeit nicht direkt untersucht. Es wird eine der wichtigsten Aufgaben bei der Fortsetzung dieser Studie sein, durch chemische Daten (Gehalt an O_2, CO_2, gelöster organischer Substanz), durch Bestimmung der in Sand und Wasser enthaltenen Detritusmengen, zahlenmäßige Unterlagen für diese Faktorengruppe zu erhalten, die zweifellos für die Psammonbiocoenose von ausschlaggebender Bedeutung ist. Auch der Gehalt des angrenzenden Wassers an lebenden Organismen muß berücksichtigt werden, denn jede Welle, die den Sand bespült, wird durch ihn filtriert und hinterläßt einen beträchtlichen Teil ihres „Seston" am Strand. Dieser Filtrationseffekt ist weifellos der Hauptgrund für die starke Eutrophierung des Psammon im Verhältnis zum angrenzenden Wasser (die bereits von Wiszniewski und Stangenberg 1934 festgestellt wurde).

Die großen qualitativen und quantitativen Unterschiede, die sich im Gebiet von Abisko an den verschiedenen Psammonstellen ergeben haben, sind ohne Zweifel in erster Linie durch den sehr verschiedenen Nährstoffgehalt des angrenzenden Wassers zu erklären. Die Ciliatenanhäufung im Psammon der Lagune ist eine Folge der beträchtlichen Eutrophierung dieser abgeschlossenen Bucht durch die Abwässer vom Ort Abisko, und die enormen Diatomeenmengen im Sand des Deltas sind zum mindesten zum Teil durch den schon besprochenen Filtrationseffekt bedingt; das Flußwasser des Abisko-Jokk passiert den Sand des Deltas und hinterläßt hier viel von seinem Organismen- und Detritusreichtum, wobei die Diatomeen im Sand günstige Lebens- und Vermehrungsbedingungen finden. Gerade durch den Vergleich mit dem extrem nährstoffarmen Seeufer, das nicht imstande ist, genügend organische Substanz für eine wohlentwickelte Psammonbiocoenose zu liefern, treten diese Verhältnisse klarer hervor.

Der Sandstrand des Torneträsk ist im Grunde genommen ein leerer Biotop, der nur an einzel-

nen Stellen durch Zuflüsse vom Land her genügend organische Substanz zugeführt bekommt, um eine typische Psammonbiocoenose entwickeln zu können.

Die Psammonrotatorien des Torneträsk.

Die im Psammon des Torneträsk gefundenen Rotatorienarten traten, mit wenigen Ausnahmen, nur in geringer Individuenzahl auf. Obwohl manche von ihnen mit den bisher bekannten Arten nicht ganz genau übereinstimmen, scheint es mir nicht richtig, diese abweichenden Funde auf Grund weniger Exemplare und einer kurzen Beobachtungszeit neu zu beschreiben und so die auf dem Gebiet der Rotatoriensystematik herrschende Verwirrung noch um einige Namen zu vergrößern. Ich beschränke mich absichtlich darauf, diese Formen abzubilden, sie zunächst jeweils mit dem Artnamen zu bezeichnen, auf dessen Diagnose sie am besten passen, und auf die Abweichungen hinzuweisen. Erst ein größeres variationsstatistisch auswertbares Material und die Kenntnis der Biologie der einzelnen Formen wird erweisen, wo eine Artabgrenzung tatsächlich durchgeführt werden muß[1].

Es wurden folgende 21 Arten gefunden:

Ascomorpha ecaudis: im Hygropsammon der Lagune vereinzelt. Es handelt sich zweifellos um Exemplare, die aus dem Plankton der Lagune, wo die Art häufig war, eingeschleppt waren.

Asplanchna priodonta: im Hydro- und Hygropsammon der Lagune massenhaft. Die meisten Individuen mit Dauereiern, viele Männchen und abgelegte Dauereier. Da Asplanchna hier und im Wasser knapp an der Strandlinie viel häufiger ist als im freien Wasser, liegt die Vermutung nahe, daß die Tiere aktiv das flache Strandwasser zur Ablage der Dauereier aufsuchen.

Cephalodella gibba: in sämtlichen Proben des Deltas, jedoch selten.

Cephalodella physalis (?): Taf. 1, Fig. 1, zeigt diese Form, die nur in wenigen Exemplaren im Hygropsammon von Lagune und See gefunden wurde. Von den mir bekannten 138 Cephalodellaspecies stimmt sie am besten mit *C. physalis* (Myers 1924) überein was Größe, Körperform, Schwanzanhang, Augenfleck und Kauer angeht. Lediglich die Form der Zehen ist bei meinem Tier plumper, weniger scharf zugespitzt und ventral stärker ausgebuchtet. Gesamtlänge meiner Tiere 150 μ, Zehen 30 μ.

[1] Für die Hilfe bei der Identifizierung einzelner Formen bin ich Herrn B. Berzinš, Lund, zu herzlichem Dank verpflichtet!

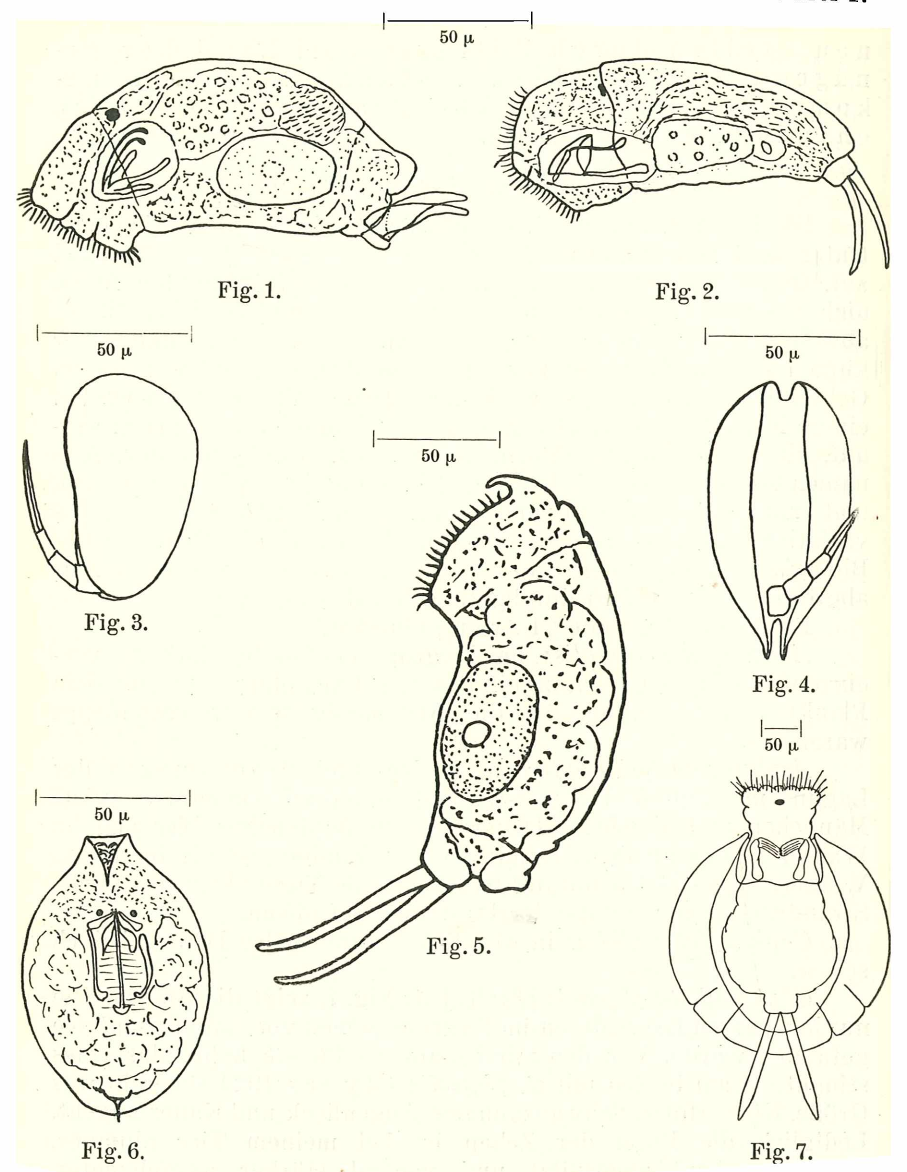


Fig. 1. *Cephalodella physalis;* Fig. 2. *C. pseudocuneata;* Fig. 3. *Colurella colurus;* Fig. 4. *C. lepta;* Fig. 5. *Dicranophorus longidactylum;* Fig. 6. *Elosa spinifera*; Fig. 7. *Euchlanis* spec.

Cephalodella pseudocuneata: Fig. 2; in großen Mengen in allen Hygropsammonproben, aber auch im Eupsammon von Delta und Lagune. Gesamtlänge 115 μ, Zehen 35 μ. Eine der Leitformen der herbstlichen Psammonbiocoenose von Abisko.

Colurella colurus: vereinzelt im Hygropsammon des Deltas. Die gefundenen Exemplare sind für *C. colurus* auffallend klein. Panzerlänge 65 μ, Fuß 30 μ, Zehen 30 μ. Fig. 3.

Colurella lepta: sehr häufig in fast allen Proben. Panzerlänge 100 μ, Fuß 25 μ, Zehen 25 μ. Fig. 4. Leitform für das herbstliche Psammon.

Dicranophorus longidactylum: diese von Fadeew und von Wulfert als Winterform und als kälteliebend beschriebene Art ist sehr häufig im Psammon des Torneträsk, vor allem in den Deltaproben. Gesamtlänge 230 μ, Zehen 70 μ. Fig. 5.

Elosa spinifera: wurde von Wiszniewski 1934 aus dem Psammon neu beschrieben und gilt als psammobionte Art. In Abisko tritt sie nur vereinzelt im Hygropsammon des Deltas auf. Länge 100 μ, Breite 65 μ. Fig. 6.

Encentrum spec.: die Art kam mir nie in gestrecktem Zustand zu Gesicht und konnte daher nicht bestimmt werden.

Euchlanis spec.: die wenigen Exemplare, die im Hydropsammon der Lagune gefunden wurden, lassen sich mit keiner bekannten Euchlanisart identifizieren. Höchst wahrscheinlich handelt es sich um eingeschwemmte Bewohner des freien Wassers; ihre Determinierung erfordert ein reichlicheres Material. Panzerlänge 360 μ, Breite 360 μ, Zehen 100 μ. Fig. 7.

Lecane spec.: vereinzelt im Lagunenpsammon; nicht bestimmbar.

Lepadella acuminata: sehr häufig im Psammon der Lagune. Panzerlänge 90 μ, Fuß 30 μ, Zehen 28 μ. Taf. 2, Fig. 8.

Lepadella ovalis: auch diese Art ist im Lagunenpsammon häufig. Wieszniewski betrachtet sie als psammoxen, doch wird sie von Pennak und Varga (1938) in den Psammonlisten angeführt. Bei manchen Exemplaren war an Stelle der beiden lateralen Augenflecke nur ein medianer ausgebildet. Panzerlänge 150 μ, Breite 130 μ, Fuß 45 μ, Zehen 32 μ. Fig. 9.

Monommata aeschyna: vereinzelt im Hygropsammon des Deltas. Die Art wurde von Myers in Eistümpeln gefunden (*Rotiferfauna of Wisconsin* V.). Körperlänge 130 μ, Zehen 150 μ bzw. 120 μ. Fig. 10.

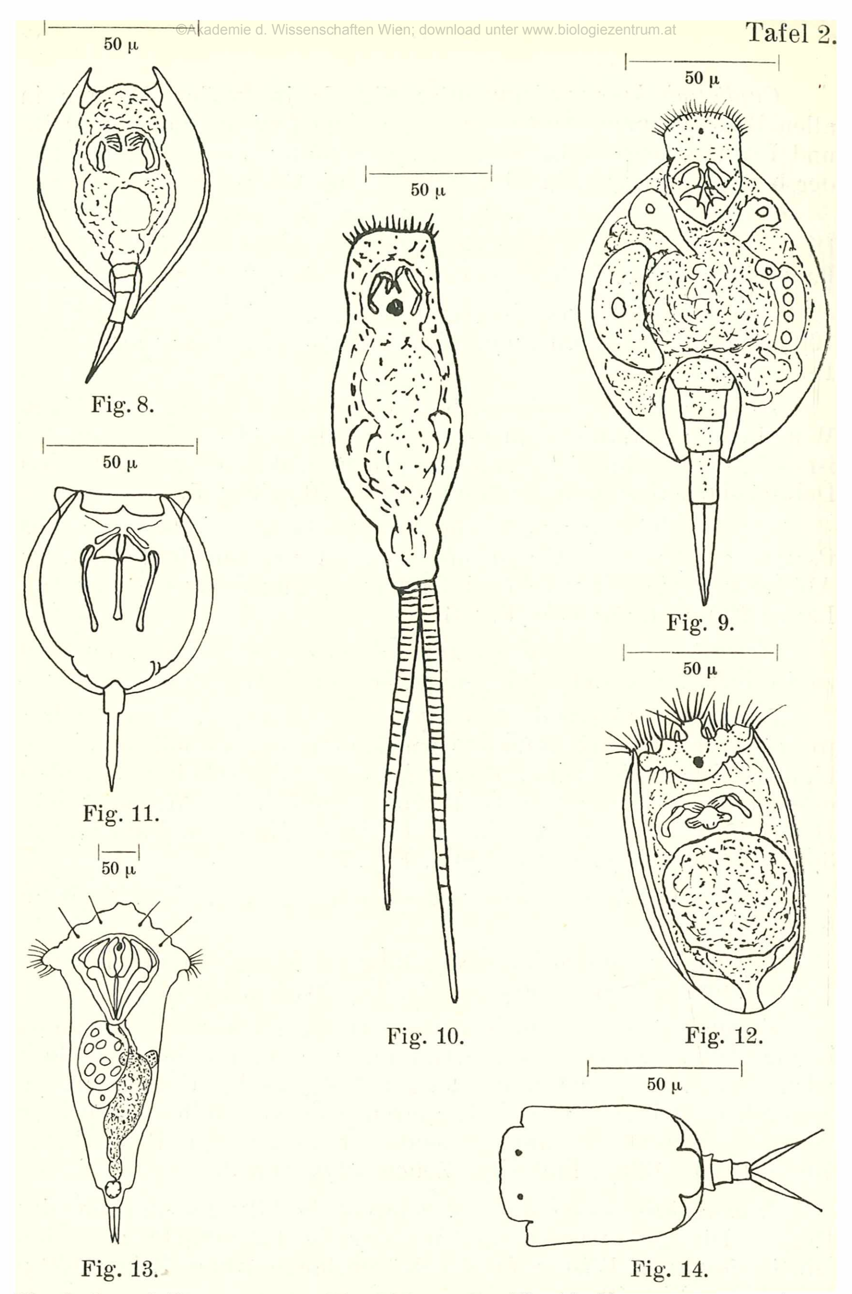


Fig. 8. *Lepadella acuminata;* Fig. 9. *L. ovalis;* Fig. 10. *Monommata aeschyna;* Fig. 11. *Monostyla closterocerca;* Fig. 12. *Notholca labis;* Fig. 13. *Synchäta; grandis*; Fig. 14. *Trichotria curta.*

Monostyla closterocerca: diese häufig in Psammonlisten aufgeführte Art findet sich nur selten im Lagunenpsammon. Gesamtlänge 80 μ, Zehen 25 μ. Fig. 11.

Notholca labis: im Delta sehr häufig, in der Lagune häufig. Gesamtlänge 120 μ, Breite 60 μ. Fig. 12. Das Tier tritt zumeist in der bereits von Weber (1898) beschriebenen Form mit hinten abgerundetem Panzer ohne Stiel auf, so daß der äußere Umriß der *N. squamula* (Carlin 1943) entspricht. Trotzdem gehört die Form meines Erachtens zu labis. Die zwischen Dorsal- und Ventralpanzer gelegene weichere Cuticula zeigt genau die Form des Stiels von *N. labis;* sie kann vorgestreckt werden, wobei Dorsal- und Ventralpanzer weit auseinanderweichen, und es entsteht dann ganz die Form einer kurzgestielten *N. labis*. Die *N. labis* des lappländischen Psammon ist also eine Form mit abgegliedertem und retraktilem Stiel. Es kommen aber in der Population auch eine ganze Anzahl von normalen, kurzgestielten Exemplaren vor. Ob es hier fließende Übergänge gibt, ob es sich vielleicht um eine Temporalvariation handelt oder ob die einzelnen Typen genetisch gefestigt sind, muß noch überprüft werden. Daher ist es meines Erachtens nicht richtig, für diese Form eine neue Art oder Varietät aufzustellen, und es mag genügen, darauf hinzuweisen, daß auch Weber diese stiellose Form von labis bereits beobachtet hat.

Synchäta grandis (?): einzelne, aus dem freien Wasser der Lagune in das Hydropsammon eingeschwemmte Exemplare. Dieses im Plankton häufige Rotator von 500 μ Länge, 50 μ Zehenlänge und 120 μ Kauer ist in Fig. 13 dargestellt; es ist auffallend bläulich gefärbt, mit dunkelbraunem Magen und Darm und entspricht am besten der Beschreibung, die Zacharias von *Synchäta grandis* gibt, obwohl aus seiner Abbildung nicht viel zu entnehmen ist.

Trichocerca spec.: vereinzelte, unbestimmbare Funde im Delta.

Trichotria curta: eine auffallend kleine, zart gepanzerte Form aus dem Delta, auf die Voronkovs Beschreibung von *T. curta* gut paßt, nur betragen seine Maße fast das Dreifache von meinen. Gesamtlänge meiner Tiere 90 μ, Zehen 18 μ. Fig. 14.

Trichotria pocillum: vereinzelt im Hydropsammon der Lagune.

Die hier angeführte Artliste ist ohne Zweifel unvollständig und wird sich bei weiteren Untersuchungen beträchtlich erweitern. Es läßt sich auch vorderhand nicht sicher darüber urteilen, welche Arten als psammobiont bzw. psammophil und psammoxen für das arktische Psammon zu gelten haben; dazu müßte der Biotop durch

mindestens eine Vegetationsperiode untersucht werden und die Biologie der einzelnen Arten besser bekannt sein. Nach den Angaben von W i s z n i e w s k i und M y e r s wäre nur *Elosa spinifera* als psammobiont zu bezeichnen, die in meinen Proben nur äußerst spärlich vorkommt. *Cephalodella gibba, Colurella colurus, Lepadella ovalis, Monostyla closterocerca, Notholca labis* gelten als psammophil, alle anderen als psammoxen. Man kann aber schon jetzt mit ziemlicher Sicherheit sagen, daß diese Einteilung für die Verhältnisse im arktischen Psammon unzutreffend ist. Die Leitformen für das herbstliche Psammon von Abisko, die mengenmäßig am meisten hervortreten, sind *Cephalodella pseudocuneata, Colurella lepta, Dicranophorus longidactylum, Lepadella acuminata* und *ovalis* und *Notholca labis*, das heißt aber noch nicht, daß sie auch psammobiont sind, d. h. ihren ganzen Lebensablauf ausschließlich im Psammon haben. Dagegen sind *Asplanchna priodonta, Ascomorpha ecaudis, Euchlanis* spec., *Synchäta grandis* sicher, *Trichotria pocillum* und *Monommata aeschyna* wahrscheinlich psammoxene Einschwemmungen. Über die anderen Arten wage ich vorderhand kein Urteil.

Auf die untersuchten Biotope verteilen sich die Arten in folgender Weise:

	Lagune			Delta			See		
	Hd.-	Hg.-	Eu-psammon	Hd.-	Hg.-	Eu-psammon	Hd.-	Hg.-	Eu-psammon
Ascomorpha ecaudis		+							
Asplanchna priodonta	+	+							
Cephalodella gibba				+	+	+			
Cephalodella physalis		+						+	
Cephalodella pseudocuneata	+	+	+		+	+		+	
Colurella colurus					+				
Colurella lepta	+	+	+	+	+	+		+	
Dicranophorus longidactylum	+			+	+	+			
Elosa spinifera				+					
Encentrum spec.		+		+	+				
Euchlanis spec.	+								
Lecane spec.		+	+						
Lepadella acuminata	+	+						+	
Lepadella ovalis		+	+						
Monommata aeschyna					+				
Monostyla closterocerca	+	+							
Notholca labis			+	+	+	+			
Synchäta grandis	+								
Trichocerca spec.						+			
Trichotria curta					+				
Trichotria pocillum	+								

Im Psammon der Lagune wurden 15, im Delta 11 und im See nur 4 Rotatorienarten gefunden. Im Hydropsammon aller Biotope kommen 13, im Hygropsammon 16 und im Eupsammon 8 Arten vor. Die Bdelloiden wurden in dieser Zusammenstellung nicht berücksichtigt, da in dieser Gruppe die Arten nicht determiniert wurden; es kommen in allen Biotopen vereinzelt Bdelloide vor, doch spielen sie nur eine untergeordnete Rolle. Sie nehmen im allgemeinen gegen den Sand hin etwas zu und sind auch in den oberflächlich trockenen Sandproben vorhanden, die sonst keine Rotatorien enthalten.

Die folgende Tabelle gibt eine Zusammenstellung der errechneten Individuenzahlen:

Individuenzahl/cm^3	Lagune	Delta	See	Durchschnitt
Hydropsammon	22	8	3	8
Hygropsammon	256	12	3	90
Eupsammon	124	3	0	42
Durchschnitt	134	8	2	
Artenzahl	15	11	4	

Das Psammon der Lagune enthält also mit 15 verschiedenen Arten und durchschnittlich 134 Indiv./cm^3 eine weniger art- als vor allem individuenreiche Biocoenose; das um so mehr, als unter den 15 Arten einige sichere Einschwemmungen aus dem Plankton mitgezählt sind. Es haben sich hier vor allem *Colurella lepta*, *Cephalodella pseudocuneata*, *Lepadella acuminata* und *Notholca labis* zu einer reichen Population entwickelt. Dagegen weist das Psammon des Deltas bei 11 gefundenen Arten nur eine durchschnittliche Individuenzahl von 8/cm^3 auf, ein deutlicher Hinweis darauf, daß hier die Entwicklungsmöglichkeit im Sand weniger günstig ist, obwohl durch Filtration von Flußwasser immer wieder für neuen Nachschub gesorgt ist. *Notholca labis*, *Colurella lepta* und *Dicranophorus longidactylum* sind hier die Leitformen, während die meisten anderen Arten nur vereinzelt gefunden wurden. Im Seepsammon kann man bei insgesamt nur 4 gefundenen Arten und 2 Indiv./cm^3 überhaupt nicht mehr von einer Rotatorienfauna, sondern nur von Zufallsfunden reden.

Auf die 3 Psammonzonen sind Arten- und Individuenzahlen folgendermaßen verteilt:

	Hydro-psammon	Hygro-psammon	Eupsammon
Individuenzahl.	8	90	42
Artenzahl	13	16	8

Das Hydropsammon ist, bedingt durch Einschwemmungen aus dem freien Wasser, relativ reich an Arten und individuenarm. Das Hygropsammon zeigt bei nicht viel größerer Artenzahl ein Ansteigen der Individuenzahl auf fast das 10fache, und auch das Eupsammon weist im Verhältnis zur geringen Artenzahl viele Individuen auf. Aus dieser Verteilung läßt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß nur die beiden letzteren Zonen eine biotopeigene Rotatorienbiocoenose enthalten. Dieses Ergebnis stimmt mit Wiszniewskis Angaben überein, der auch im Hygropsammon der von ihm untersuchten Seen die meisten Rotatorien fand, doch liegen seine Zahlenangaben (81 Arten und max. 3500 Indiv./cm^3) unvergleichlich höher, als die von mir im lappländischen Psammon gefundenen. Pennak gibt, bei sehr flacher Böschung des Strandes, die größten Rotatorienmengen in etwa 1 m Entfernung von der Wasserlinie an, seine Zahlen halten sich aber, ebenso wie die Neels in derselben Größenordnung wie meine.

Von besonderem Interesse im Vergleich zu den lappländischen Verhältnissen sind die Angaben Wiszniewskis (1936, 1938) über die Psammonrotatorien einiger hochalpiner, oligotropher Seen der Hohen Tatra. Die Artenliste weist eine gewisse Ähnlichkeit mit der des Torneträsk auf (*Ceph. gibba, Colur. colurus* und *obtusa, Dicranoph. lütkeni, Elosa worralli, Lepad. ovalis* und *patella, Noth. labis, Trichotria tetractis*). Ganz allgemein hebt der Autor die Dürftigkeit der Rotatorienfauna im Vergleich zu Flachlandbiotopen hervor sowie das vollständige Fehlen psammobionter Arten. Auch die gefundenen psammophilen sind eurytope Arten (wodurch die Definition der psammophilen meines Erachtens ins Wanken gerät!), die auch anderswo häufig auftreten. Wiszniewski hält den Sandstrand der Tatraseen für einen geologisch zu jungen Biotop, als daß sich dort eine typische Psammonbiocoenose hätte ausbilden können. Die an den Tatraseen beobachteten Charakteristika der allgemeinen Dürftigkeit der Rotatorien-

fauna und ihrer unspezifischen Artzusammensetzung gelten ebenso für den arktischen Sandstrand.

Die Gesamtverteilung der Rotatorien (sowohl die Arten wie die Individuenzahlen) in den untersuchten Psammonbiotopen des Torneträsk bestätigt die Grundzüge, die für die Organismenbesiedlung im allgemeinen bereits in den früheren Kapiteln herausgearbeitet wurden. Eine so typische und eigenartige Rotatorienbiocoenose, wie sie von manchen anderen Psammongebieten bekannt ist, fehlt offenbar im Sandstrand arktischer Seen. Es sind vorwiegend litorale Formen, die hier gefunden werden; nur einige wenige Arten entwickeln sich an bevorzugten Stellen, die kleinklimatisch und bezüglich des Nährstoffgehaltes besonders günstig sind, zu einer beträchtlichen Individuenfülle und werden so zu Leitorganismen für den Biotop. An diesen Stellen mag die Rotatorienbiocoenose auch eine gewisse biologische Selbständigkeit haben, während ich im allgemeinen die Rotatorienfauna des lappländischen Sandstrandes für sekundär und vollkommen von der Biocoenose des angrenzenden Wassermilieus abhängig halten möchte. Es sind, wie der Vergleich zwischen Lagune, Delta und Seestrand gezeigt hat, offenbar die extreme Oligotrophie des Torneträsk und die ungünstigen Temperaturverhältnisse, die hier im allgemeinen (von den wenigen, besonders begünstigten Stellen abgesehen) eine typische Psammonbiocoenose nicht aufkommen lassen.

Zusammenfassung.

1. An dem 317 km² großen und auf 68° n. Br. gelegenen Torneträsk in Schwedisch-Lappland wurden 3 verschiedene Psammonbiotope unter herbstlichen Verhältnissen untersucht, und zwar der Sandstrand des Seeufers selbst, ein feinsandiges Flußdelta und eine durch Abwässer eutrophierte Lagune.

2. Es wurden Temperaturmessungen, Korngröße- und Wassergehaltsbestimmungen sowie qualitative und quantitative Analysen des Organismenbestandes der obersten 2 cm Sandes durchgeführt.

3. Die 3 Biotope weisen sowohl bezüglich der maßgebenden Außenfaktoren als auch bezüglich der Organismenbesiedlung sehr große Verschiedenheiten auf.

4. Die Außenfaktoren lassen sich in 3 Gruppen gliedern: a) das Kleinklima, b) die mechanische Beanspruchung und c) der Nährstoffgehalt des Sandes, die sich in den 3 Biotopen in verschiedener Weise kombinieren. Die wichtigste und begrenzende Rolle scheint dem Nährstoffgehalt zuzukommen.

5. Unter den Organismen des Sandes sind die Flagellaten. Ciliaten, Rotatorien und Diatomeen die wichtigsten Gruppen; andere Tier- und Pflanzengruppen spielen nur eine untergeordnete Rolle. In der Lagune herrschen die Flagellaten, Ciliaten und Rotatorien vor, im Delta reichern sich die Diatomeen zu großen Mengen an, und am Seeufer bedingen die Nährstoffarmut und starke Bewegung des Biotops eine nur äußerst dürftige Besiedlung.

6. Infolge der extremen Oligotrophie des Sees ist der Sandstrand des Torneträsk ein primär nahezu leerer Biotop. Nur dort. wo vom Lande her zusätzlich Nährstoffe zugeführt werden und die kleinklimatischen Bedingungen günstig sind, entwickelt sich eine charakteristische Psammonbiocoenose.

7. Die Gruppe der Rotatorien wurde ausführlicher untersucht: es wurden 21 vorwiegend litorale Arten festgestellt; sogenannte psammobionte Formen fehlen vollständig. Sechs der gefundenen Arten sind jedoch an manchen Stellen in einer solchen Individuenmenge entwickelt, daß sie zu Leitformen der Biocoenose werden. Von diesen wenigen Stellen abgesehen, kann aber dem Psammon des Torneträsk keine typische Rotatorienfauna zugesprochen werden. Kleine Abweichungen der gefundenen Formen von den bisherigen Artdiagnosen wurden nur erwähnt; ihr systematischer Wert müßte noch überprüft werden.

Literaturverzeichnis.

Allgemeine Psammon-Literatur.

Bendel, L., Ingenieurgeologie. Springer, Wien 1944.

Bruce, R., Physical Factors on the Sandy Beach. Joourn. Marine Biol. Assoc. vol. XV. 1928.

Neel, J. K., A Limnological Investigation of the Psammon ... Trans. Amer. Micr. Soc. vol. LXVII/1. 1948.

Pennak, R. W., Ecology of the microsc. Metazoa inhabiting Sandy Beaches ... Ecol. Monogr. 10, 1940.

— Comparative Ecology of the interstitial fauna of freshwater and Marine Beaches. Coll. Intern. Rech. Scient. Ecol. Paris 1950.

Sassuchin, Kabanov u. Neiswestnova, Die mikr. Pflanzen- u. Tierwelt der Sandfläche des Okaufers. Russ. Hydrob. Ztschr.. Bd. VI. 1927.

Sassuchin D., Lebensbedingungen der Mikrofauna in Sandanschwemmungen ... Arch. Hydrobiol. 22. 1931.

Stangenberg M., Psammolitoral, ein eutrophes Wassermedium. Arch. Hydrob. i. Rybact. 8. 1934.

Thienemann, A., Lappländische Chironomiden. Arch. Hydrobiol. Suppl. XVII. 1942.

Wiszniewski, J., Recherches ecologiques sur le Psammon. Arch. Hydrob. i. Rybact. 8. 1934.

— Remarques sur les conditions de la vie du Psammon lacustre. Verh. Int. Ver. theor. u. angew. Limnol., Bd. 6. 1934.

Rotatoria.

Carlin, B., Die Planktonrotatorien des Motalaström. Medd. Lunds Limnol. Inst. 5. 1943.
Fadeew, N. N. Materiaux p. stud. faune Rotat. UDSSR. Proc. Nat. Hist. Soc. Charkow 50/2. 1927.
Harring u. Myers, Rotiferfauna of Wisconsin. II. u. V. 1924 u. 1928.
Myers, F. J., Psammolitoral Rotifers of Lenape... Amer. Mus. Nov. 830. 1936.
Remane, A., Die psammobionten Rotatorien der Nord- und Ostsee. Kieler Meeresforschungen 6. 1949.
Varga, L., Untersuch. über die mikr. Tiere d. Balatonpsammon. Arb. ungar. biol. Forsch., vol. X. 1938.
Voronkov, N., Rotatorienfauna Rußlands. Moskau 1913.
Weber, E. F., Faune Rotatorienne du Bassin du Leman. Rev. suisse. Zool., vol. 5. 1898.
Wiszniewski, J., Rotiferes des Rives sabloneuses du lac Vigry. Arch. Hydrob. i. Rybact. 6. 1932.
— Les Rotiferes psammiques. Ann. Mus. Polon., Bd. 10. 1934.
— Notes sur le psammon, IV, V. Arch. Hydrob. i. Rybact. 10. 1936.
— L'ecologie du psammon dans les lacs du Tatra. Verh. I. V. L. 8. 1938.
Wulfert, K., Rädertierfauna Deutschlands. Arch. Hydrob., Bd. 30. 1936.
Zacharias, O., Plöner Forschungsberichte 1. 1893.